MARIO ARTHUR FAVRETTO

# SOBRE A ORIGEM DAS AVES

**MARIO ARTHUR FAVRETTO**

# SOBRE A ORIGEM DAS AVES

**1ª Edição**

**2010**

Favretto, Mario Arthur.
Sobre a origem das aves / Mario Arthur Favretto. – 1. ed. -- Joaçaba, SC: Ed. do Autor, 2010.

79 f.

1. Aves. 2. Evolução. 3. Ornitologia.
I. Título.

**AGRADECIMENTOS:**

O autor é grato às seguintes pessoas: Rodrigo Lingnau pela ajuda na obtenção de vários artigos. Pedro Salviano Filho, pela ajuda na obtenção de vários artigos. Luis M. Chiappe pela ajuda em algumas questões abordadas neste trabalho e por autorizar o uso das ilustrações retiradas de seus artigos. Richard O. Prum pela ajuda na obtenção de vários artigos e por autorizar o uso das ilustrações retiradas de seus artigos. Stephen M. Gatesy pela ajuda na obtenção de vários artigos. Kevin Pandian por autorizar o uso do cladograma de seu artigo. A todos, meus sinceros agradecimentos.

# PREFÁCIO

A origem das aves tem sido um dos debates mais controversos nos campos da paleontologia e da evolução, assim como na ornitologia. Nas últimas décadas esclarecimentos têm surgido como resultado do avanço das pesquisas nesta área, propiciando uma melhor compreensão da história evolutiva destes seres alados. As evidências da transição evolutiva dos dinossauros terópodes para as aves têm se acumulado ano após ano, a partir de diversos campos do estudo cientifico, como a filogenética, osteologia, oologia, etologia, entre outros.

Este livro surgiu como a reunião de artigos que o autor publicou na revista Atualidades Ornitológicas nos anos de 2009 e 2010, sendo que foram acrescentadas informações adicionais.

# PARTE I

# AS ORIGENS

# CAPÍTULO 1 – UMA BREVE INTRODUÇÃO

O homem há muito tempo se preocupa com a origem do mundo e com a origem dos seres que habitam o mesmo. Apenas há um século e meio, estudos sobre a origem e transformações das espécies tiveram seu início. Com tais estudos passou a ser aprimorado um novo campo da ciência, a evolução. Desde então as aves, com suas aproximadamente 10.000 espécies que existem atualmente, tem sido consideradas parentes próximos de diversas linhagens de répteis, incluindo as tartarugas, os lagartos, os crocodilomorfos, os arcossauros e arcossauromorfos basais, os pterossauros e os dinossauros, tanto ornitísquios como terópodes (Chiappe & Vargas 2003).

Até o presente momento, com base em todas as evidências que continuam a se acumular, o consenso geral é que as aves apresentam uma origem dinossáuria (Pandian *et al.* 1999, Chiappe & Dyke 2002, Chiappe & Vargas 2003, Prum 2003, Chatterjee & Templin 2007, Livezey & Zusi 2007). No entanto, como já mencionado anteriormente, este é um assunto controverso e ainda temos pesquisadores que se opõem à origem dinossáuria das aves (Pomarède 1999, Feduccia *et al* 2005, Pomarède 2007a, b). De fato, a contradição de idéias é que permite a evolução do

conhecimento científico e seu aperfeiçoamento. Quando se fala na origem das aves, existem algumas questões fundamentais a serem analisadas: a origem das penas, a origem do vôo, comparações osteológicas e fisiológicas, questões estas, que, quando solucionadas implicam na origem do grupo em si.

Nas palavras de Richard O. Prum, "por que os ornitólogos deveriam se preocupar com a origem das aves?" Mesmo que para muitos ornitólogos eventos antigos possam não ser muito relevantes, o fato é que a origem terópode das aves está conectada com praticamente todos os aspectos biológicos das aves e pode influenciar na forma como pensamos a respeito delas, na maneira como estudamos e ensinamos a anatomia das aves, assim como, seu comportamento, fisiologia, ecologia e evolução (Prum 2002).

Um dos fatores que por vezes dificulta o estudo da origem das aves refere-se ao registro fóssil. Sabe-se que o registro fóssil de aves não é bastante completo, devido aos inúmeros processos envolvidos na fossilização, que envolvem desde o local que o animal morto permanece até processos geológicos durante os milhões de anos que se passaram e a própria estrutura óssea das aves (Fountaine *et al.* 2005). No entanto as informações que existem até o presente momento possibilitam uma razoável compreensão da origem das aves.

## CAPÍTULO 2 – SOBRE AS PENAS

Com o avanço do conhecimento, especulações sobre a origem das penas têm caído por terra, como, por exemplo, que surgiram com uma única função específica, como o voo (Prum & Brush 2004). Uma questão abordada por Pomarède (2005, 2008), é a origem das penas a partir da seleção sexual. Fica a dúvida de quem estaria selecionando quem, no que diz respeito a machos e fêmeas. Tomemos como exemplo as fêmeas de terópodes maniraptores selecionando machos com ornamentação diferenciada chegando a ponto de estruturas semelhantes a penas, após milhões de anos. Para estes dinossauros bípedes, esta seleção sexual poderia ter propiciado não somente a conquista da fêmea, mas também condições mais propícias à sobrevivência, como um melhor controle da temperatura corporal.

É claro que somente a seleção sexual não poderia ter forçado o surgimento de penas muito maiores, pois como em alguns casos até perceptível nas aves atuais, caracteres sexuais por vezes ocorrem somente nos machos e não nas fêmeas, ou de forma menos aparente nas fêmeas (Darwin 1871, Tori *et al*. 2008). Sendo assim, a pressão do meio em conjunto com a seleção sexual pode ter propiciado a origem das penas.

Uma das áreas que tem contribuído de forma significativa para os estudos sobre a origem das penas é a biologia do desenvolvimento. Utilizando-se da ontogenia, esta área do conhecimento pode ser uma janela dentro da evolução da anatomia das espécies (Prum & Brush 2004).

Devem-se mencionar também as novas descobertas de fósseis de dinossauros emplumados. Estes animais tinham uma diversidade de penas primitivas diferente das penas das aves modernas ou do *Archaeopteryx*. Entretanto, essas penas primitivas fornecem informações importantes sobre a estrutura, função e evolução das penas presentes nas aves modernas (Prum & Brush 2004). Como cabelo, unhas e escamas, penas são apêndices tegumentários da pele, formados por células da epiderme que produzem queratina. Em seu desenvolvimento, tanto penas como escamas são formadas pela interação entre epiderme e mesênquima, sendo caracterizadas por um complexo de inovações morfológicas e bioquímicas (Chuong *et al*. 2000, Prum 2005).

Segundo Prum (1999) e Chuong *et al.* (2000), o desenvolvimento de uma pena inicia-se como um folículo epidérmico cilíndrico. A organização cilíndrica (ou tubular) do folículo é o que define o desenvolvimento e as características morfológicas das penas (Fig. 1) (Prum 1999).

As penas surgem deste primeiro folículo, um cilindro tubular indiferenciado (cilindros ocos de queratina). Dependendo do diâmetro do folículo, estas penas podem ser filamentos finos como cabelos, ou substanciais, com um formato similar a um cone (Prum 1999).

A condição apresentada pelas penas de desenvolverem-se inicialmente de forma tubular permite que as mesmas cresçam para fora da pele, sem que esta tenha que aumentar de tamanho em si (Prum 2005). Característica positiva para que as penas possam se espalhar pelo corpo. O desenvolvimento tubular produz múltiplos eixos nos quais a diferenciação pode ser organizada, desta forma, permitindo a morfogênese das diversas estruturas que compõe a pena (Prum *op cit*).

*Archaeopteryx* sp por M. A. Favretto.

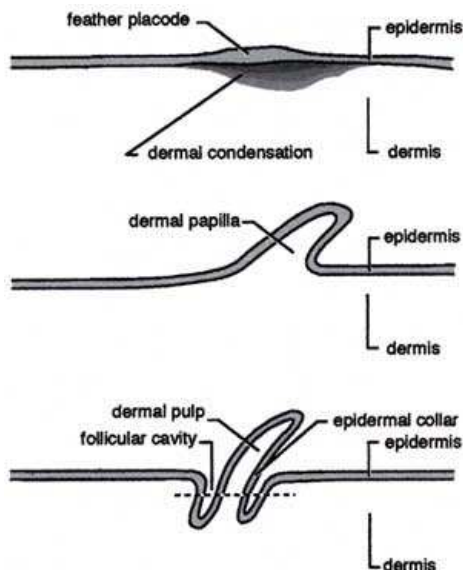



**Figura 1 –** Desenvolvimento esquemático do folículo que dará origem à pena. De cima para baixo, estágio A, B e C, respectivamente. A, desenvolvimento de uma estrutura semelhante a uma placa na epiderme e condensação da derme; B, desenvolvimento de uma papila através da proliferação de células dérmicas; C, formação de um folículo através da invaginação de um cilindro epidérmico ao redor da base da papila. Extraído de Prum (1999).

Após o desenvolvimento dos folículos e da estrutura primitiva da pena, a camada interna do folículo acaba por diferenciar-se em estruturas rígidas semelhantes a barbas das penas, pode-se afirmar que uma pluma primitiva evoluiu (Prum 1999). Com a evolução dos deslocamentos helicoidais

das barbas, a raque surge. Após, há o emparelhamento das barbas, e posteriormente ocorre o surgimento das bárbulas permitindo uma especialização das mesmas e possibilitando uma pena resistente (ou rígida) (Prum *op cit.*).

O desenvolvimento das penas, no que se refere ao aspecto molecular, utiliza-se de dois genes *Shh (Sonic hedgehog)* e *Bmp2 (Bone morphogenetic protein 2)* compreendendo um módulo funcional na polarização antero-posterior das penas em seu desenvolvimento inicial, nas escamas em forma de escudo presente nas aves e nas escamas placóides de crocodilos (Prum 2005). Esses dados comparativos demonstram as características plesiomórficas do módulo molecular *Shh-Bmp2* em apêndices epidérmicos (Fig. 2) (Harris *et al*. 2002, Prum *op cit.*).

A sinalização *Shh-Bmp2* também é fundamental para o estabelecimento do gradiente interno-periférico dentro das barbas das penas, e fundamental para a diferenciação das bárbulas (Prum 2005). Estes resultados são obtidos a partir de estudos de sinalização morfogenética no desenvolvimento embrionário, e trazem grandes contribuições para entender o processo de desenvolvimento e o processo evolutivo das penas (Harris *et al*. 2002, Harris *et al*. 2005).

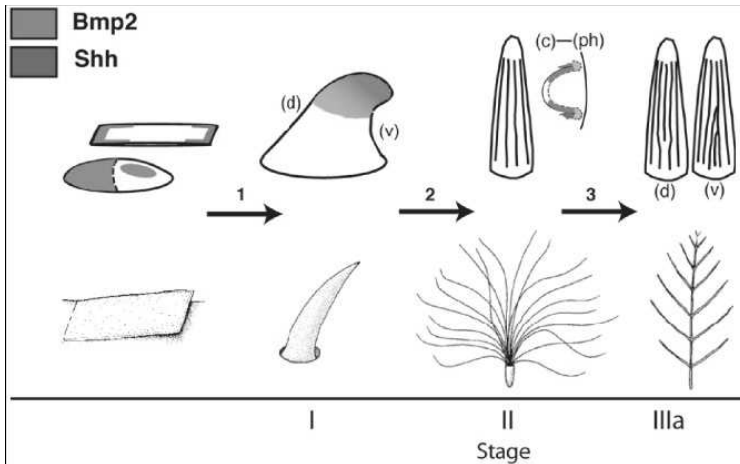



**Figura 2 –** Desenvolvimento seqüencial do módulo *Shh-Bmp2* no desenvolvimento de uma pena. Congruência no padrão de expressão de *Shh-Bmp2* em escamas (em cima), e a teoria de origem e evolução das penas (em baixo). Extraído de Harris *et al*. (2002).

O aparecimento de apêndices penáceos em terópodes pode estar ligado à evolução de uma alta taxa metabólica, o que proporciona uma melhora nas habilidades locomotoras, assim como no comportamento distinto e na comunicação visual (Kundrát 2004). O desenvolvimento de apêndices penáceos também pode ter tido um importante papel no que diz respeito à competição e ao sucesso nas radiações de terópodes maniraptores e seus descendentes de vôo ativo no Jurássico (Kundrát *op cit*).

O desenvolvimento de penas acima apresentado condiz tanto com o registro fóssil dinossaurio e aviano. A

Figura 3 apresenta os estágios de desenvolvimento das penas. Para uma melhor compreensão citam-se aqui alguns exemplos de dinossauros e quais “tipos” de penas que estes possuíam. Apêndices tegumentários encontrados em *Sinosauropteryx* e *Beipiaosaurus* condizem com o estágio I, enquanto apêndices tegumentários encontrados no dromaeossaurideo basal *Sinornithosaurus*, condizem com os estágio II e IIIa (Prum 1999, Xu *et al*. 2001). Os estágios IV e V são semelhantes ao registro fóssil, como em *Protoarchaeopteryx* e *Caudipteryx* que possuíam penas simétricas (Prum *op cit*).

*Caudipteryx* sp por M. A. Favretto.

*Beipiaosaurus* sp por M. A. Favretto.

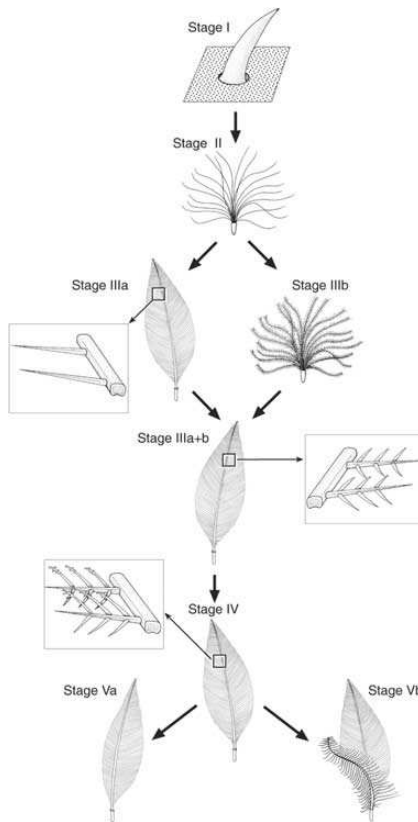



**Figura 3 –** Os estágios apresentados demonstram as transições morfológicas durante a evolução das penas. O estágio I, um apêndice cilíndrico (ou tubular) oco; estágio II, um tufo de barba fundidas em um cálamo; estágio IIIa, uma pena primitiva com raque e barbas fundidas em série; estágio IIIb, pluma com bárbulas; estágio IIIa+b, pena com raque e barbas com bárbulas; estágio IV, pena com raque, barbas e bárbulas com ganchinhos; estágio Va e Vb, representação da diversidade atual de penas, incluindo penas assimétricas para o vôo. Extraído de Prum. (1999).

Retomando aos fatores que podem ter influenciado a origem das penas, seguindo o proposto por Prum (1999), e estruturas filamentosas, como apresentadas no estágio 1 (Fig. 3), se numerosas e espalhadas pelo corpo, poderiam auxiliar a manter estável a temperatura corporal. No caso do estágio 2, estrutura já plumosa, com certeza auxiliaria na manutenção da temperatura corporal.

No que se refere a comunicação visual ou camuflagem, tanto a seleção natural como a seleção sexual poderiam ter auxiliado no desenvolvimento das penas. Não há razões para não pensar que a queratina das primeiras protopenas não fossem pigmentadas com melanina ou carotenóides, como nas penas modernas. Entretanto, muito dos padrões de coloração que observamos nas penas atuais só são possíveis devido às estruturas de gradientes formados pelas barbas e barbulas (Prum 1999).

Assim vemos que, como já mencionado anteriormente, seleção natural em conjunto com seleção sexual contribuíram para o surgimento das penas, envolvendo inúmeros benefícios para os terópodes. O desenvolvimento das penas é plausível com a filogenia, um complementando o outro, reforçando o fato de as aves serem membros de Dinosauria Theropoda (Pandian *et al.* 1999, Sumida & Brochu 2000).

# CAPÍTULO 3 – OSTEOLOGIA E FISIOLOGIA

A similaridade entre terópodes e Aves não se encontra somente na presença de penas. Há também a relação do sistema respiratório. Os sacos aéreos presentes nas aves não são uma característica exclusiva das aves em si. Análises de ossos pneumáticos indicaram a presença deste sistema de ventilação em dinossauros terópodes, assim como no tão discutido *Archaeopteryx* (O'Connor & Claessens 2005, Sereno *et al.* 2008). O padrão em que a região pós-cranial encontra-se pneumatizada é similar em aves e terópodes (Codd *et al.* 2008).

Semelhanças entre esses dois grupos também se devem devido a presença dos processos uncinares e da gastralia (costelas abdominais), que em conjunto com o esterno e a cintura pélvica tornam similares a respiração de aves e terópodes (Codd *et al.* 2008).

Estudos realizados nos crânios de aves e dinossauros por meio de tomografias computadorizadas encontraram possíveis similaridades cerebrais entre os grupos Theropoda e Aves, incluindo *Archaeopteryx*, similaridades estas que possibilitariam o surgimento do vôo (Alonso *et al.* 2004, Kundrát 2007).

Algumas estruturas do encéfalo do oviraptorossaurídeo *Conchoraptor gracilis* como o trato olfatório reduzido, a posição do cerebelo e a estrutura do lobo ótico são características semelhantes com as aves modernas. Apesar disso o *Conchoraptor* possui menos atributos avianos do que *Archaeopteryx*, porém ainda assim suas características avianas deixam em aberto algumas dúvidas que seriam se o *Conchoraptor* evoluiu de forma convergente com os terópodes avianos ou se ele teria um ancestral voador (Kundrát 2007).

Outro caso refere-se ao oviraptorossaurídeo *Ingenia yanshini*, ao ser analisada a superfície interior do crânio desta espécie percebe-se que existem marcas nítidas e definidas de um denso sistema vascular, um indicativo de que, como em aves e mamíferos, o cérebro ocupava todo o espaço do crânio (Osmólska 2004).

Diversos dinossauros bípedes como os terópodes apresentavam endotermia assim como as aves, conforme indicaram estudos da histologia óssea e biomecânica dos movimentos desses dinossauros (Pontzer *et al.* 2009)

Muitas inovações esqueléticas de importância crítica para o vôo surgiram para outros fins nos primeiros terópodes (Sereno 1999), como por exemplo:

a) ossos longos ocos (ex. Theropoda);

b) remoção do dígito 1 nos pés, perdendo seu papel no apoio de peso (ex. *Ceratosaurus* Neotheropoda);

c) evolução de uma junta rotativa no punho, possibilitando o uso das mãos para apreensão eficiente (ex. *Allosaurus* Neotetanurae);

d) expansão do coracóide e do esterno permitindo um aumento da musculatura peitoral e penas plumáceas para regular a temperatura (ex. *Sinosauropteryx, Pelecanimimus* Coelurosauria);

e) presença de penas com raque, dispostas como primárias, secundárias e retrizes para exibições ou para chocar ovos, ou ambos (ex. *Caudipteryx* Maniraptora);

f) encurtamento do tronco e aumento da rigidez na extremidade da cauda, bem como, seu encurtamento distal para aumento do equilíbrio e maneabilidade (ex. *Velociraptor* Paraves);

g) aquisição de um vôo básico e função de empoleirar-se (função obtida antes do término do Jurássico), alterações na articulação do ombro, propulsão de vôo com penas assimétricas e hálux invertido, chaves para o refinamento de um vôo energético (ex. *Archaeopteryx* Aves);

h) canal triósseo para o principal tendão rotor das asas, penas na álula para controle do fluxo de ar na asa durante velocidades lentas, retrizes em leque permitindo

maneabilidade durante o vôo e frenagem durante o pouso e hálux completamente oposto, permitindo empoleirar-se (ex. *Sinornis* Ornithothoraces);

i) fúrcula elástica e um esterno grande em quilha para uma musculatura peitoral maciça (ex. *Columba* Euornithes) (Fig. 4 e 5).

**Tabela 1 –** Características avianas em Terópodes. Fonte: Zhou (2004).

| Características | Grupos Terópodes |
|---|---|
| Fúrcula | Oviraptorossaurideos, dromaeossaurideos |
| Púbis retrovertida | Dromeossaurideos, troodontideos |
| Esterno em quilha | Alvarezssaurideos |
| Penas ramificadas | Oviraptorossaurideos, dromaeossaurideos, e outros coelurossaurideos |
| Penas assimétricas | Dromaeossaurideos |
| Comportamento de nidificar | Oviraptorossaurideos |

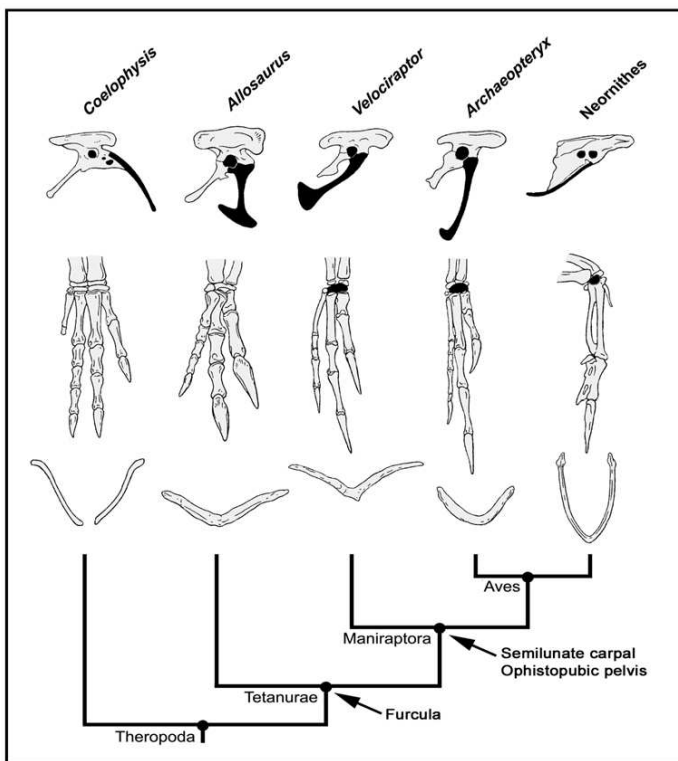



**Figura 4 -** Algumas sinapomorfias osteológicas que sustentam a origem das aves a partir de terópodes maniraptores. Extraído de Chiappe & Vargas (2003).

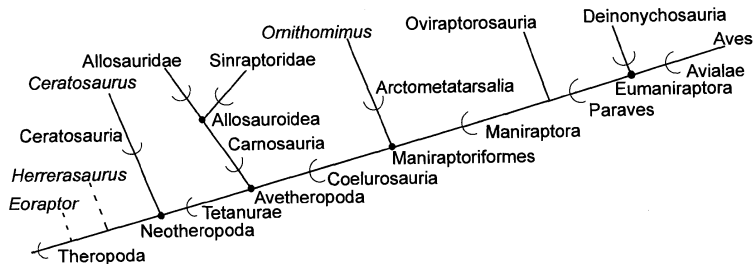



**Figura 5** – Cladograma de Theropoda segundo Pandian *et al.* (1999).

Há ainda um argumento muito utilizado contra a relação terópode-ave, no que se refere a um “paradoxo temporal”, segundo o qual há uma divergência de datações de espécies fósseis relacionadas à origem das aves que impossibilitaria a relação de descendência entre terópodes e aves. No entanto, em uma análise global dos dados realizada por Brochu & Norell (2000), foi demonstrado que esse paradoxo filosófico só existe se algum dos ramos evolutivos em Dinosauria é analisado de forma isolada, e quando há uma análise conjunta de dados relacionados a Dinosauria esse paradoxo é inexistente. Para um melhor esclarecimento a Figura 6 apresenta a distribuição temporal de alguns grupos avianos durante a era Mesozóica.

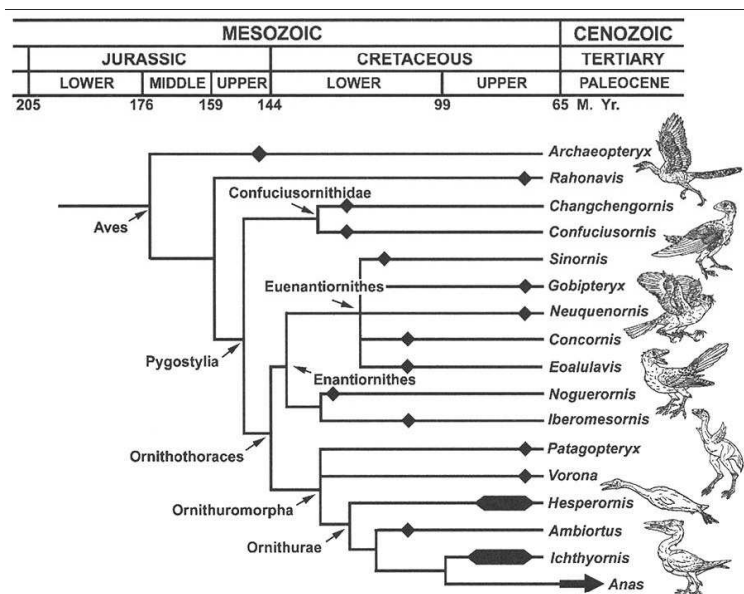



**Figura 6 -** Relações filogenéticas das principais linhagens de aves do período Mesozóico, mostrando sua ocorrência aproximada ao longo desse período. Extraído de Chiappe & Dyke (2002).

# CAPÍTULO 4 – SOBRE A ORIGEM DO VOO

Existem duas teorias que discutem a origem do voo nas aves, uma conhecida como chão-ar, ou seja, animais correndo começaram a voar, e outra árvore-ar, quando um animal arborícola, pulando de uma árvore e usando suas penas como um pára-quedas, alçaria voo. A segunda teoria poderia ser mais fácil, ao contrário do surgimento do voo no chão, que supostamente iria contra a força da gravidade (Hedenström 2002).

Apesar de a teoria árvore-ar ser aparentemente mais simples, em especial com a descoberta de novos fósseis (ex. *Microraptor gui*), a origem das penas em si, deriva de dinossauros cursoriais (Hedenström 2002). Atualmente existem espécies de vertebrados não-avianos que são planadores, no entanto, não há nenhum exemplo nestes vertebrados que possa ser considerado um intermediário entre o voo planado para o voo em si (com consumo de energia durante o bater de asas). Este fato pode ser um indicativo de que o pára-quedismo animal pode não ser o caminho para um voo característico das aves (Dial *et al.* 2006).

O *Archaeopteryx* apresenta penas assimétricas nos membros anteriores e na cauda, protopenas e plumagem em diversas partes do corpo, o que é apenas um dos fatores que o

aproxima das aves (Christiansen & Bonde 2004). Estudos de análise da anatomia do *Archaeopteryx* e modelos para análise de seu voo indicaram que no início de sua corrida, as pernas poderiam funcionar como uma força de impulso. A batida de asas pode suplementar a força produzida na corrida, e quando ambas as forças se unem, as duas produzem uma força única que é suficiente para erguer o animal do solo, e assim passando apenas a utilizar as asas (e sua respectiva força) fazendo o *Archaeopteryx* sustentar-se no ar (Fig. 7) (Burges & Chiappe 1999).

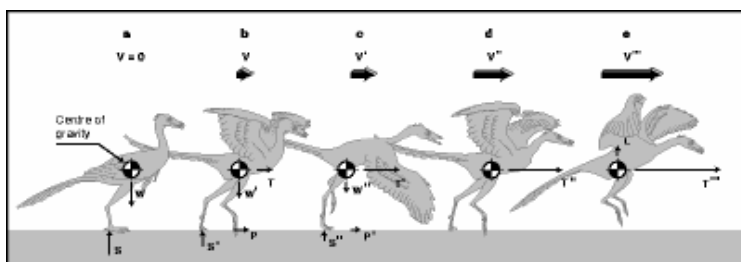



**Figura 7 -** Conexões das forças no voo do *Archaeopteryx*. Extraído de Burges & Chiappe (1999).

O estudo de Burges & Chiappe (1999), demonstra que as asas do *Archaeopteryx* poderiam sim gerar um impulso suficiente para fazê-lo voar, pois a força do impulso é perpendicular à gravidade e não contra ela, sendo assim, afirmações do uso excessivo de energia seriam irrelevantes. Por vezes, a teoria árvore-ar pode parecer mais adequada para

a origem do voo, no entanto aerodinamicamente a teoria chão-ar também é possível (Burges & Chiappe *op cit.*). E assim, outros dinossauros que possuíam penas também poderiam suplementar seu deslocamento em corridas usando o impulso de suas asas (Hedenström 2002).

Chão-ar ou árvore-ar? Possivelmente algo entre os dois ou algo completamente diferente. Muitas aves, como alguns Tinamiformes e Galliformes, quando buscam abrigo para dormir, recorrem às árvores, ou seja, mesmo com seu hábito terrestre, procuram por locais elevados para se abrigar (Dial 2003a).

Penas nos membros anteriores, mesmo quando não muito desenvolvidas, podem auxiliar no aumento da velocidade em uma corrida, isso nas aves modernas (ex. Galliformes), assim como, possivelmente, em protoaves também (Dial 2003a). Da mesma forma que a tendência das aves terrestres de refugiarem-se em locais elevados, pode ser uma tendência que ocorreu durante o período evolutivo de protoaves.

Ambas as teorias de origem do voo falham ao apresentar as fases necessárias para um desenvolvimento mecânico, deixam lacunas em aberto, que acabam por prejudicá-las. Estudos com o chamado WAIR (*wing-assisted incline running*), que envolve a ontogenia pós-natal, em uma

análise do desenvolvimento dos movimentos nas aves até que estas cheguem à maturidade, foi concebido sem envolver as características das duas teorias de origem do voo, e sem tentar ser um compromisso para com alguma delas, ainda assim, apresentou ingredientes de ambas as teorias (Dial 2003b, Dial *et al.*2006).

Ao contrário das duas hipóteses usuais, que envolvem principalmente o cunho filosófico, e por vezes não são testáveis através de um método, a hipótese do WAIR é testável e aplicável (Dial *et al.* 2006). As aves, desde filhotes até a maturidade, apresentam uma forma de movimento para o bater de asas que é estereotipado e envolve, ainda nos filhotes, a função aerodinâmica de suas protoasas (tendo em vista que nos filhotes as asas não estão completamente desenvolvidas), incorpora movimentos simultâneos e independentes das asas e das pernas, desta forma estabelece que o bater de asas foi estabelecido para funções aerodinâmicas nos ancestrais bípedes das aves (Dial 2003b, Dial *et al.* 2008).

Este estudo também fornece um caminho evolutivo parcimonioso para explicar algumas características presentes em terópodes não-avianos, como por exemplo a fúrcula, as protoasas, as penas simétricas, e outras apresentadas anteriormente na Tabela 1. A hipótese ontogenética explica

também as mudanças no ombro das aves durante a evolução (Dial *et al*. 2008).

O aparecimento de asas parcialmente desenvolvidas em dinossauros terópodes (ex. *Caudipteryx, Sinosauropteryx, Protarchaeopteryx, Rahonavis, Unenlagia* e outros), aparentemente confundiu muitos cientistas, criando hipóteses e perguntas se essas asas eram usadas para o animal correr mais rápido, para planar, para proteger ovos e filhotes nos ninhos, ou para capturar alimento (Dial *et al*. 2006).

Os estudos de Dial *et al.* (2006, 2008) sugerem que penas nos membros anteriores de pequenas protoaves bípedes podem ter fornecido vantagens locomotoras em corridas da mesma forma que nas aves atuais. Correndo em locais acidentados, com obstáculos para cima e para baixo, e em superfícies quase verticais, sendo perseguido ou perseguindo, um animal que utiliza o WAIR (ou seja, utiliza-se dos membros anteriores emplumados) poderia se beneficiar com um auxílio de tração extra fornecida pelos membros posteriores (Dial *et al*. 2006).

Uma protoave com um comportamento semelhante ao WAIR representa um estágio intermediário no desenvolvimento da capacidade de voar e das asas aerodinâmicas. Forças aerodinâmicas das protoasas inicialmente poderiam ter sido direcionadas para aumentar a

tração dos membros posteriores, e, subseqüentemente, teriam permitido ascensões aéreas rudimentares, bem como, descidas controladas de refúgios elevados, como observado atualmente em indivíduos juvenis de Galliformes (Dial 2003b, Dial *et al.* 2006, 2008). A transformação ontogenética observado em juvenis de algumas espécies que apresentam o WAIR, é um caminho comportamental e morfológico plausível nos estágios adaptativos que estiveram presentes nos maniraptores terópodes para atingirem o voo aviano.

## CAPÍTULO 5 – A MÃO DAS AVES

Um argumento contra a origem das aves a partir dos dinossauros está relacionado ao desenvolvimento embriológico dos membros anteriores das aves (Chiappe & Vargas 2003). A mão das aves apresenta inicialmente cinco condensações pré-cartilaginosas, das quais apenas três (correspondentes aos dígitos 2, 3 e 4) se ossificam e chegam a constituir a mão tridáctila de uma ave adulta. Muitos afirmam que isto não condiz com uma origem terópode para as aves (Feduccia & Nowicki 2002, Chiappe & Vargas *op cit.*).

No terópode basal *Herrerasaurus* é possível verificar cinco dígitos, dos quais somente três são funcionais. Um terópode um pouco mais recente que o *Herrerasaurus,* o *Coelophysis,* possui três dígitos funcionais e um vestigial. Pelos estudos osteológicos dos fósseis, verifica-se nestes dois terópodes que, quando ainda embriões, as condensações (1,2,3,4,5) que dão origem aos dedos, organizam-se de forma que a condensação 1, dará origem ao digito 1, a condensação 2 dará origem ao digito 2, e assim respectivamente (Wagner & Gauthier 1999). Em *Coelophysis* a condensação 5 é "reabsorvida". Nestes dois terópodes basais, a configuração das falanges, e no caso do *Coelophysis* as proporções relativas,

são as mesmas dos três dígitos da mão tridáctila de terópodes maniraptores (Chiappe & Vargas 2003).

No entanto, há casos de terópodes mais recentes, como o *Allosaurus* e as aves, em que as condensações 1,2,3,4 e 5 seguem uma seqüência diferente. As condensações 2,3 e 4, originam os dígitos 1,2 e 3, respectivamente, durante o desenvolvimento embriológico, havendo assim a perda das condensações 1 e 5 (Wagner & Gauthier 1999). Mesmo que alguns afirmem que esta substituição evolutiva, nas relações das condensações e dos dígitos que elas originam, não seja consistente, existem outros exemplos de outros grupos de tetrápodes, que demonstram que este processo evolutivo é possível, como no caso do lagarto da família Scincidae, *Hemiergis quadrilineata*. Nesta espécie, os dígitos que correspondente a 2 e 3 em formas ancestrais, na espécie atual se desenvolvem a partir das condensações 3 e 4, e não mais das condensações 2 e 3, tal qual nas espécies extintas, é um caso muito semelhante ao presente na evolução das aves (Shapiro 2002 *apud* Chiappe & Vargas 2003).

Estudos laboratoriais realizados com *Gallus gallus* demonstraram que a relação entre condensação e dígitos não é uma propriedade fixa e inalterada, mas que está relacionada com interações de proteínas morfogenéticas, podendo ocorrer modificações nestas relações (Dahn & Fallon 2000, Chiappe &

Vargas 2003). Percebe-se, então, que os mistérios em torno da mão das aves não são um entrave nas relações aves-dinossauros, e sim uma mutação que pode ocorrer ao longo da evolução.

# CAPÍTULO 6 – OS MEMBROS DAS AVES

Os dinossauros terópodes eram animais bípedes. Para se movimentar usavam os membros posteriores, ficando os membros anteriores livres para outras funções como a captura de presas. Isso parece ter favorecido uma grande redução no tamanho destes membros (Gatesy & Dial 1996a).

Com a evolução dos terópodes rumo às aves, os membros anteriores dos terópodes foram adquirindo uma nova função motora e abandonando sua função predatória (Gatesy & Dial 1996a, Gatesy 2002). Enquanto em terópodes de grande porte, como *Carnotaurus* e *Tyranosaurus*, os membros posteriores eram robustos e os membros anteriores extremamente reduzidos, em terópodes como o *Deinonychus* já havia um aumento do tamanho dos membros anteriores, tornando-os semelhantes ao dos membros posteriores (Ver Figura 8) (Middleton & Gatesy 2000).

Esse aumento nos membros anteriores, em especial nas mãos, pode ter surgido como uma ferramenta auxiliar na captura de presas e manipulação das mesmas, sendo que essas alterações também foram acompanhadas de modificações nos ombros dos terópodes e das aves primitivas aumentando a maneabilidade dos braços (Pandian & Chiappe 1998, Baier *et al.* 2007). Tais alterações aproximaram a morfologia de

terópodes de pequeno e médio porte como a do *Archaeopteryx* e, em consequência, com à das aves.

É importante ressaltar que as alterações evolutivas não ocorrem cada uma isolada ao seu próprio tempo, mas ocorrem simultaneamente, podendo ocorrer diversas modificações ao mesmo tempo. Assim sendo, o aumento da maneabilidade dos membros anteriores em terópodes manirraptores que apresentavam o início da formação de penas, poderia implicar, além da melhor manipulação das presas, numa utilização desta movimentação para pequenas batidas de "asas" que aumentariam o impulso nas corridas desenvolvidas por estes animais (Dial *et al*. 2006).

Ao mesmo tempo em que os membros anteriores aumentavam e adquiriam uma nova função, a estrutura dos membros posteriores também se alterava: a cauda foi reduzindo seu tamanho, deixando de ter função de auxílio no equilíbrio e, posteriormente, ganhando nova função durante o voo; ocorrendo também, alterações na pélvis e nos ombros, permitindo novas posturas e movimentos (Gatesy & Dial 1996a, Gatesy 2002).

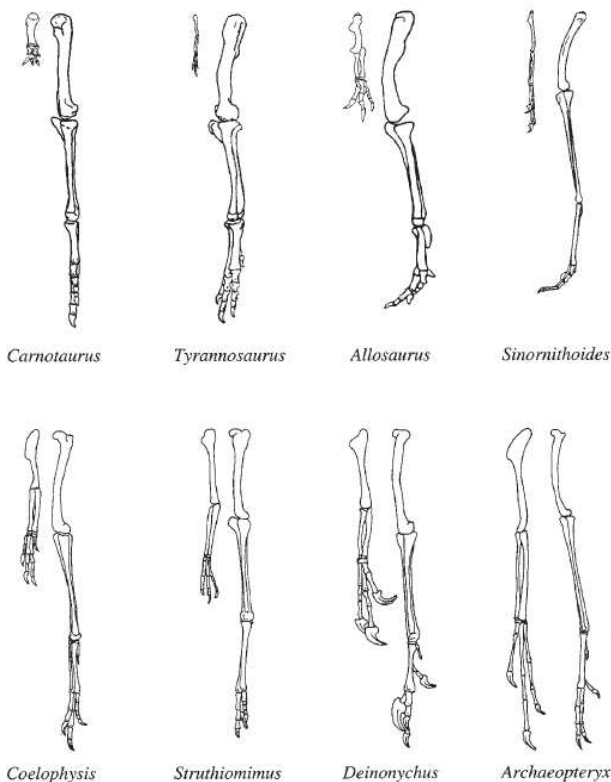



**Figura 8 -** Alterações nos membros anteriores e posteriores de Theropoda, membros anteriores reduzidos e membros posteriores robustos em terópodes de grande porte como *Tyranosaurs* e *Allosaurus*, membros anteriores maiores e membros posteriores menos robustos em terópodes de porte menor, como *Deinonychus* e *Archaeopteryx*. Extraído de Middleton & Gatesy (2000).

No que se refere à cauda, atualmente as aves possuem tal membro composto basicamente por penas, sendo suas estruturas ósseas e musculares reduzidas, formando o uropígio. Enquanto nos terópodes a longa cauda servia para manter o

equilíbrio do corpo, nas aves ela perdeu essa função. Quando as aves andam no chão sua cauda em geral fica inativa, porém, quando voam um sistema neuromuscular especializado integra a movimentação das asas e da cauda (Gatesy & Dial 1996a). Com o encurtamento da cauda as aves passaram a ter maior facilidade de realizar manobras em voo. Uma cauda curta e com retrizes permite um melhor controle da trajetória de voo e auxilia na ascensão, sem uma deformação significativa da mesma durante a movimentação dos músculos (Gatesy & Dial 1996b). Ao contrário, uma cauda longa e com retrizes, apesar de produzir forças mais consistentes, qualquer curvatura da mesma pode implicar em uma alteração no voo (Gatesy & Dial 1996b). Para ocorrer esse processo de redução da cauda houve a redução do número de vértebras na mesma, a fusão de vértebras próximas à pelves formando o sinsacro e a fusão de vértebras na ponta da cauda formando o pigostilo, com esta fusão das vértebras surgiu uma base sólida para fixar as retrizes capaz de criar uma superfície simétrica com as penas (ver Figura 9) (Gatesy & Dial *op cit.*). Junto com o encurtamento da cauda os músculos originados das pernas, e que se sustentavam nela, passaram a se sustentar mais fortemente na pélvis.

Algumas aves do Cretáceo Superior como *Hesperornis* e *Ichthyornis* ainda possuíam uma pequena

cauda. *Iberomesornis, Sinornis* e *Cathayornis* são espécies intermediárias, no que se refere a sua cauda, entre o *Archaeopteryx* e as aves com a atual morfologia de cauda (Gatesy & Dial 1996b).

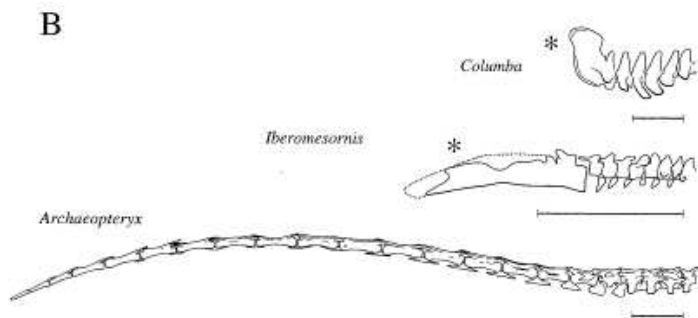



**Figura 9 -** Evolução da cauda das aves. De cima para baixo, *Columba* (atual), *Iberomesornis* (Cretáceo), *Archaeopteryx* (Jurássico). Notar redução do número de vértebradas, redução do comprimento da cauda e formação do pigostilo. Extraído de Gatesy & Dial (1996b).

*Deinonychus* sp por M. A. Favretto.

# CAPÍTULO 7 – OS OVOS DOS TERÓPODES

Por vezes, são encontrados ovos de dinossauros fossilizados contendo embriões. Achados como esses possibilitam um estudo de comparação do desenvolvimento embriológico entre espécies, bem como, da estrutura dos ovos. O desenvolvimento embrionário de terópodes maniraptores é comparável ao desenvolvimento apresentado pelas aves atuais (Varricchio *et al.* 2002). Os ovos de terópodes troodontideos (ex. *Troodon formosus*, *Prismatoolithus levis*) apresentam características únicas com os ovos das aves, sendo possivelmente sinapormofias. Estas similaridades incluem um ovo com forma assimétrica, a estrutura dos poros da casca também semelhantes, e estruturas prismáticas presentes nas camadas da casca dos ovos (Varricchio *et al.* 2002, Zelenitsky *et al.* 2002). A casca dos ovos de ambos os grupos taxonômicos também apresenta uma porção interna que contém uma estrutura cristalina de calcita (Figura 10) (Chiappe & Vargas 2003).

Ovos contendo embriões de algumas espécies de terópodes não identificados, datando do início do Cretáceo, apresentam forma similar a um ovo de *Gallus gallus*, ou seja, são assimétricos (Buffetaut *et al.* 2005). Outros ovos de terópodes por vezes apresentam uma forma e volume

aproximado aos de algumas aves, como *Carduelis carduelis* ou *Parus major*. Em suas estruturas físicas gerais, esses ovos possuem características intermediárias entre ovos de terópodes e de aves (Buffetaut *et al.* 2005).

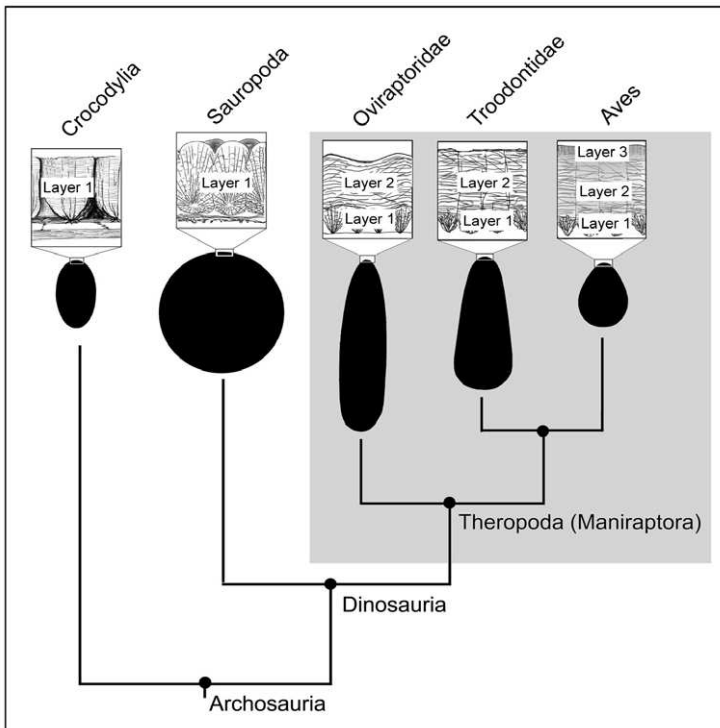



**Figura 10 –** Cladograma demonstrando a evidência oológica sobre a origem das aves a partir de dinossauros terópodes. Notar a presença das camadas que compõe a casca do ovo e a assimetria na forma do ovo dos últimos grupos. Extraído de Chiappe & Vargas (2003).

# CAPÍTULO 8 – O COMPORTAMENTO DOS DINOSSAUROS

Como bem se sabe entre os ornitólogos, muitas espécies de aves dedicam-se aos cuidados com sua prole. Constroem e protegem seus ninhos, dedicando-se à segurança da prole e sua alimentação. O comportamento parental, também pode ser observado entre muitos terópodes.

Comportamentos como chocar os ovos, cuidar do ninho e, por vezes, nidificar em colônia, pode ser observado no registro fóssil, como no *Citipati osmolskae(=Oviraptor philoceratops?)*, um oviraptorossaurideo do final do Cretáceo, que habitou a região da Mongólia. Esse hábito criou uma certa discussão em relação ao holótipo de *Oviraptor philoceratops*, que teria sido denominado erroneamente como “ladrão de ovos”. Há a hipótese de que fosse uma outra espécie de *Citipati*, pois seu esqueleto é muito fragmentado. Já o fóssil de *C. osmolskae* encontra-se em melhor estado de preservação. Ambas as espécies apresentam hábitos semelhantes, que consiste, não em roubar ovos, mas em cuidar de seus ninhos (Norell *et al.* 1995, Clark *et al.* 2001).

Este cuidado parental, também está presente em outros terópodes como no *Troodon,* tanto nos troodontideos e nos oviraptorossaurideos, e talvez em outros coelurossáurios, que

investiam em cuidado parental, construindo um ninho com sedimentos e manipulando os ovos (devido a disposição destes no ninho), e chocando-os, fatos não observados de forma muito especializada em dinossauros quadrúpedes e arcossauros basais, mas, similares aos hábitos das aves no cuidado para com seus ninhos e ovos (Horner 2000).

*Oviraptor* sp por M. A. Favretto.

## CAPÍTULO 9 – O CASO *COSESAURUS*

*Cosesaurus aviceps*, estudado por Ellemberger (1977), é um réptil diapsida pseudoavimorfo, que provavelmente tratava-se de um indivíduo juvenil. Afirmava-se que estava rodeado por impressão de penas, tinha um crânio semelhante ao de uma ave, e até uma fúrcula. A espécie foi refutada (Paul 2002). Ellenberger (1977) sugeriu que o *Cosesaurus* e as aves formavam um clado distinto dos diapsidas e que o *Archaeopteryx* convergiu junto com as aves. Exames realizados no *Cosesaurus* mostraram que sua fúrcula e as penas são ilusórias, e o suposto crânio grande e pélvis estão fragmentados (ou esmagados) demais para serem precisamente restaurados (Paul 2002).

As supostas características avianas do crânio do *Cosesaurus*, um tamanho grande em si, com olhos grandes, e o focinho curto e pontiagudo, não são únicas das aves, e são observadas em pequenos répteis e em alguns dinossauros, especialmente jovens, assim como nas aves. Uma relação com as aves não é aceita pelos pesquisadores, pois afirmar que o *Cosesaurus* é ancestral das aves é descabido. Ele não possui nenhuma relação próxima com as aves. Afirmar isto é posicionar-se contra os dados das mais variadas áreas de

conhecimento que demonstram a origem terópode das aves e contra as análises do fóssil de *Cosesaurus* (Paul 2002).

# PARTE II

# DIVERSIFICAÇÃO DURANTE O CRETÁCEO

# CAPÍTULO 10 – INTRODUÇÃO – PARTE II

As aves tiveram sua origem na Era Mesozóica (251 milhões a 65 milhões de anos atrás) a partir dos dinossauros, tendo como um de seus representantes iniciais o *Archaeopteryx* datado de aproximadamente 150 milhões de anos, final do Jurássico (Chiappe 1995). No entanto, durante muito tempo pouco se soube sobre a diversidade de aves que surgiu no período Cretáceo (145 milhões a 65 milhões de anos atrás), posterior ao Jurássico. Somente a partir da década de 1990 que houve uma intensificação de achados fósseis permitindo um esclarecimento sobre a presença aviana na Era Mesozóica (Chiappe 1995, Benton 2008).

*Archaeopteryx* é uma das aves basais que mais se tem conhecimento, seguida de *Rahonavis* e *Jeholornis,* datados do período Cretáceo. Após essas espécies têm-se os grupos Confusiusornithidae e Enantiornithes, este último sendo o principal grupo de aves do Cretáceo (Benton 2008).

# CAPÍTULO 11 – ALVAREZSAURIDAE

Grupo de terópodes maniraptores mais próximo das aves inclui os seguintes gêneros do Cretáceo Superior *Shuvuuia, Mononykus, Patagonykus, Parvicursor* e *Alvarezsaurus* (Chiappe 2001). As semelhanças destes terópodes com as aves basais encontram-se na estrutura de seus dentes, vértebras, escápula e possivelmente penas. A posição de Alvarezsauridae como próximo às aves ou incluso nas aves ainda é bastante controversa, de qualquer forma, os dois grupos possuem uma relação evolutiva muito próxima (Altangerel *et al.* 1993).

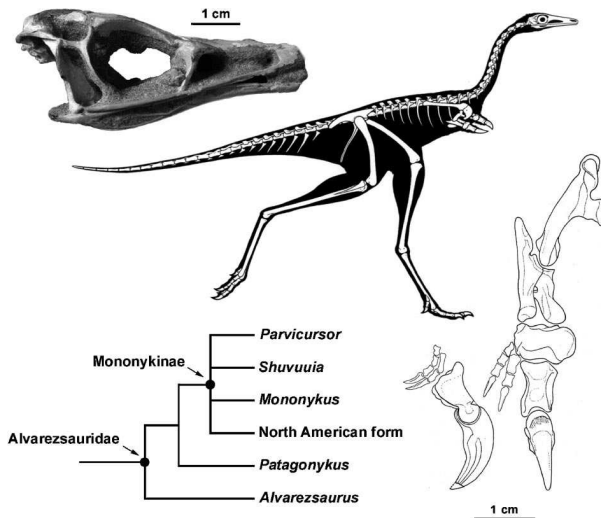
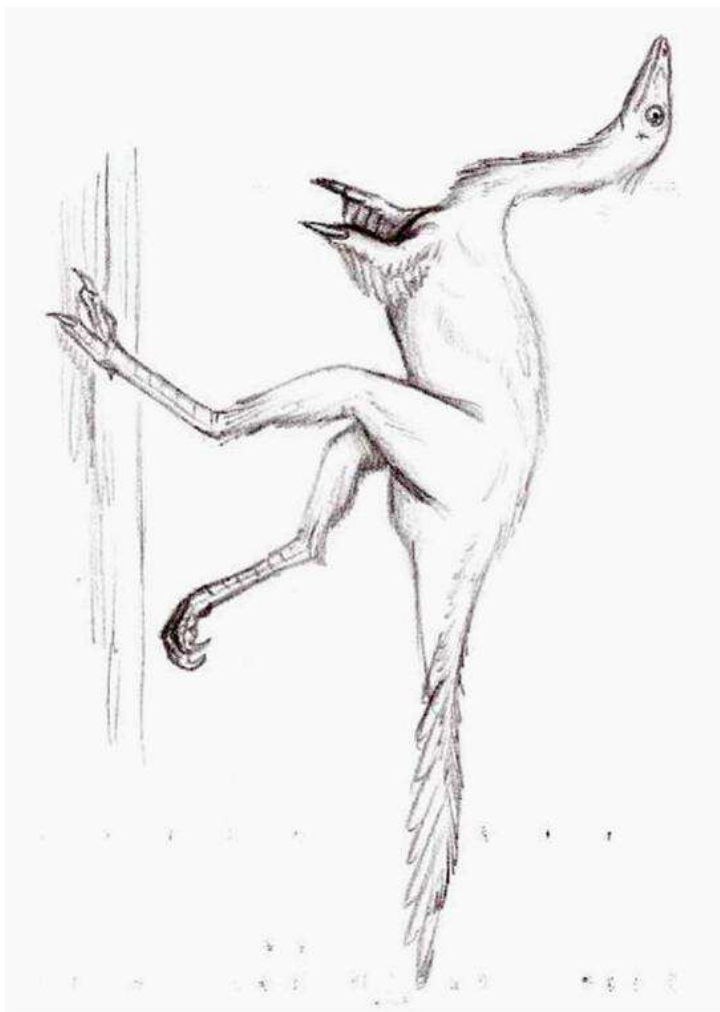
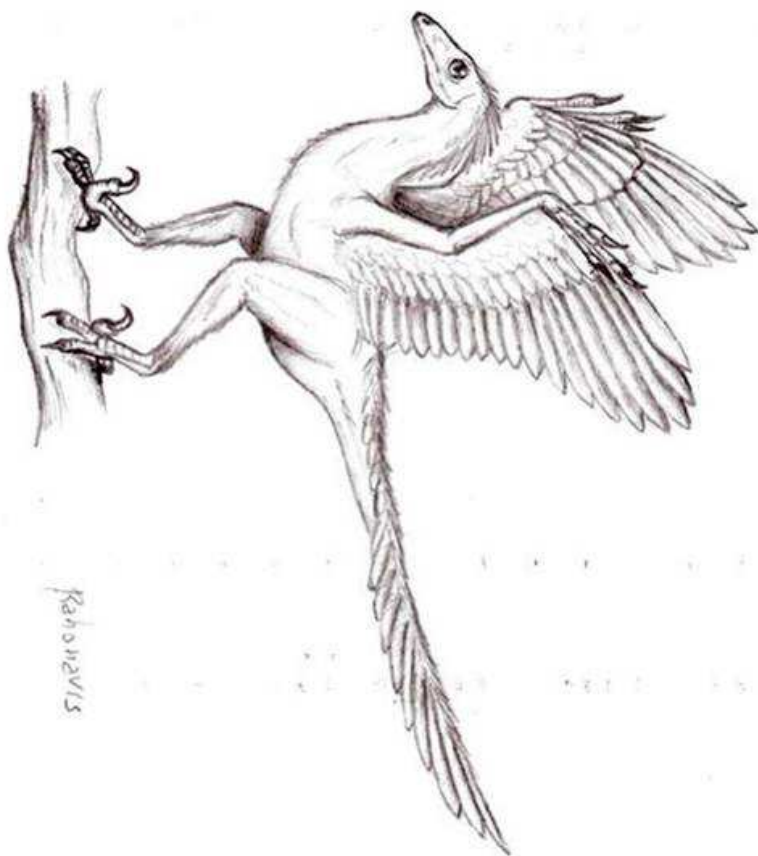



**Figura 11 -** Reconstrução do esqueleto de um Alverezsauridae. Extraído de Chiappe e Dyke (2002).

*Mononykus* sp por M. A. Favretto.

## CAPITULO 12 – *RAHONAVIS*

*Rahonavis* é uma das aves com características mais basais que se conhece, viveu no Cretáceo Superior, muito tempo depois do *Archaeopteryx*, ambas essas espécies apresentam diversas características em comum no que se refere a sua morfologia.

Com o tamanho aproximado de um corvo e sendo um pouco maior que o *Archaeopteryx*, o *Rahonavis* possuía um antebraço aviano, um pé primitivo, mas com um hálux voltado para trás, na ulna apresentava marcas de inserção de penas de voo e tinha uma cauda reduzida, as características da pélvis e do fêmur de *Rahonavis* se assemelham com as do *Archaeopteryx* (Forster *et al.* 1998). No digito II do pé *Rahonavis* apresentava uma garra maior do que as outras, característica semelhante a que ocorre em *Velociraptor* e *Deinonychus.* Essas fusões de aspectos maniraptores e avianos tornavam o *Rahonavis* um predador leve e ágil, capaz de voos enérgicos (Forster *et al. op cit.*).

**Figura 12 -** Reconstrução do esqueleto de *Rahonavis.* Extraído de Chiappe e Dyke (2002).

*Rahonavis* sp por M. A. Favretto.

## CAPÍTULO 13 – CONFUCIUSORNITHIDAE

Esta família é composta por dois gêneros *Confuciusornis* e *Changchengornis*, estes dois caracterizam-se por não possuírem dentes e apresentarem um bico córneo, ambos datam do período Jurássico Superior-Cretáceo Inferior (Chiappe *et al.* 1999). A perda de dentes não foi um caso único de Confuciusornithidae, além destes, ocorreu outras duas vezes de forma independente dentro de Aves.

Outra característica desses gêneros é a presença de duas longas penas na cauda, que provavelmente teriam uma função de atração sexual, tendo em vista que alguns indivíduos possuíam e outros não. Porém essa ausência de penas também poderia ser devido ao período de troca de penas, devido ao fato de terem sido encontrados indivíduos com diferentes tamanhos dessas duas longas penas, ou retornando a função de atração, essa diferença do tamanho das penas poderia ser um indicativo de maturidade sexual. Os representantes da família Confuciusornithidae já apresentavam pigóstilo, sinsacro e esterno bem desenvolvido, o que indica que essas aves tiveram uma boa capacidade de voo (Chiappe *et al.* 1999).

*Confuciusornis sanctus* é uma das mais antigas espécies de aves, na formação Chaomidianzi, na China, foram descobertos centenas de fósseis quase completos, incluindo

juvenis e adultos, muitos preservados com toda a sua plumagem (Chiappe *et al.* 1999). Dentro do gênero *Confuciusornis* ainda podem ser incluídas as espécies *Confuciusornis suniae* e *Confuciusornis chuonzhous*.

Referente a *Changchengornis hengdaoziensis* conhece-se apenas um exemplar fóssil e seu crânio encontra-se muito deformado e esmagado o que não fornece muitas informações (Chiape *et al.* 1999).

Uma das possíveis alimentações de *Confuciusornis* seriam peixes, conforme estudo de Dalsätt *et al*. (2006), foi encontrado um fóssil desta ave que apresentava um esqueleto de peixe na altura de sua moela. O esqueleto do peixe encontrava-se desarticulado e fragmentado o que indica que estes restos seriam regurgitados. Tais dados não indicam que *Confuciusornis* era exclusivamente piscívoro, tendo em vista que ainda fica em aberto a possibilidade de ter sido onívoro.

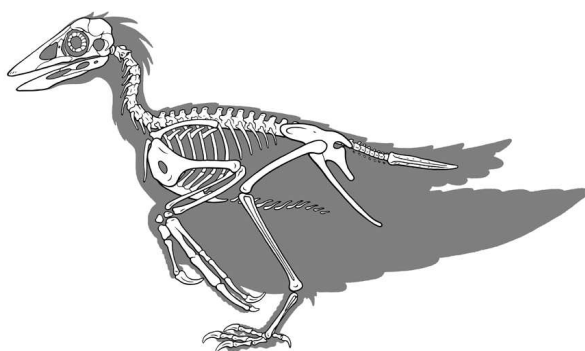



**Figura 13 -** Reconstrução do esqueleto de *Confuciusornis sanctus*. Extraído de Chiappe *et al.* (1999).

*Rahonavis* sp por M. A. Favretto.

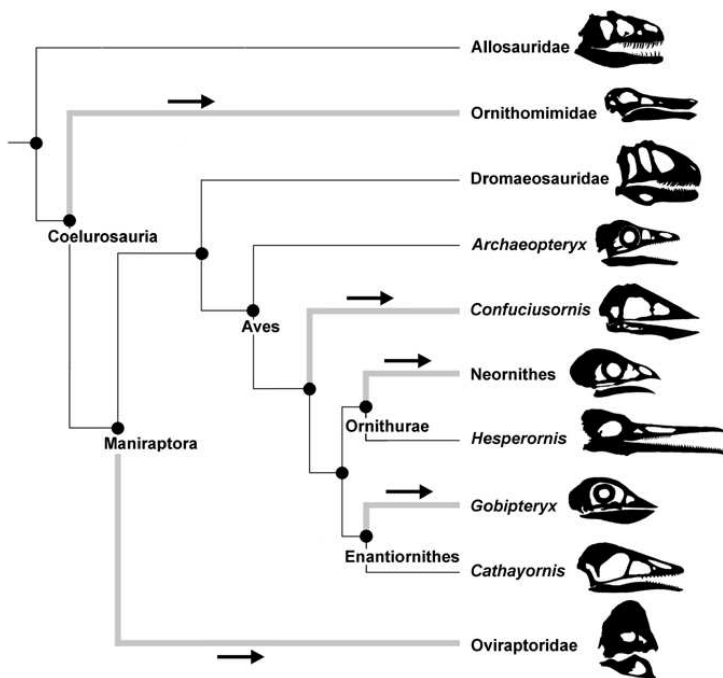



**Figura 14** - Cladograma mostrando a perda de dentes em cinco casos independentes de Theropoda (marcados com as setas), sendo três casos dentro de Aves. Extraído de Chiappe *et al.* (1999).

# CAPÍTULO 14 – OVIRAPTOROSAURIA

Pode parecer estranho, mas um estudo filogenético realizado por Maryánska *et al.* (2002) demonstrou que os oviraptorossauros (*Avimimus, Oviraptor*, *Caudipteryx* e *Citipati*), são na verdade mais próximo das aves do que os demais terópodes, o que tem lhes proporcionado a inclusão dentro do clado Aves em muitos cladogramas recentes.

Os oviraptorossauros descendem de terópodes emplumados voadores ou aves primitivas, sua locomoção exclusivamente terrestre é secundária. Tal retorno ao chão deve ter ocorrido ainda nos primórdios dos voos avianos e é até difícil imaginar tal cenário (Maryánska 2002). As semelhanças desse grupo com as aves atuais estão nas estruturas de seu crânio, bico córneo, nas vértebras cercivais e sacrais, nos ílios, fúrculas, também apresentavam cauda mais curta que os outros terópodes e cuidavam de sua prole, construindo ninhos e chocando ovos (Maryánska *et al. op cit.*, Clark *et al.* 2002).

## CAPÍTULO 15 – ENANTIORNITHES

O grupo mais diversificado de aves durante o período Cretáceo foram os Enantiornithes. Sua classificação ficou desconhecida até o ano de 1981, nos anos anteriores a este período eles eram classificados como terópodes não-avianos, assim como os *Ornithomimus*, ou então eram incluídos em grupos mais modernos, como o *Gobipteryx* (Chiappe 1995).

Até 1998 eram conhecidas aproximadamente 15 espécies de Enantiornithes, que viveram do Cretáceo Inferior ao Cretáceo Superior, existem representantes de todos os continentes exceto Antártida (Pandian & Chiappe 1998), atualmente já são conhecidas mais de 40 espécies (Benton 2008). No Cretáceo Inferior são conhecidos os gêneros: *Concornis*, *Cathayornis*, *Boluochia*, *Nanatius* e *Eoalulavis*. Do Cretáceo Superior são conhecidos os seguintes gêneros: *Enantiornis*, *Lectavis*, *Yungavolucris*, *Soroavisaurus*, *Neuquenornis*, *Gobipteryx*, *Alexornis* e *Avisaurus*. Outros gêneros que provavelmente podem ser considerados Enantiornithes são *Otogornis* e *Sinornis*.

A diversidade desse grupo reflete-se nas variações de tamanho de suas espécies, aves como *Chathayornis* e *Sinornis* eram pequenos, tendo o tamanho aproximado de um pardal e

outros como o *Enantiornis* tinha uma envergadura de um metro (Chiappe 1995, Benton 2008).

**Figura 15 -** Reconstrução do esqueleto de *Sinornis.* Extraído de Hou (2001).

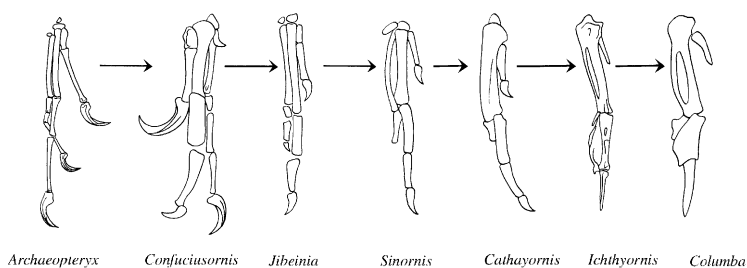



**Figura 16 -** Evolução da mão das aves durante a Era Mesozóica, do *Archaeopteryx* (Jurássico), passando pelos gêneros de aves do Cretáceo até *Columba* (atual). Extraído de Hou (2001).

# CAPÍTULO 16 – HESPERORNITHIFORMES

Esta ordem é representada por dois gêneros *Hesperornis* e *Baptornis* (este sendo menor que o primeiro) possuíam dentes, apresentavam um esterno sem quilha, asas rudimentares quase atrofiadas e suas pernas se assemelhavam com as de muitas aves mergulhadoras modernas, habitavam os ambientes aquáticos, locais em que provavelmente se alimentavam de peixes que capturavam em seus mergulhos (Marsh 1877, Panteleyev *et al.* 2004).

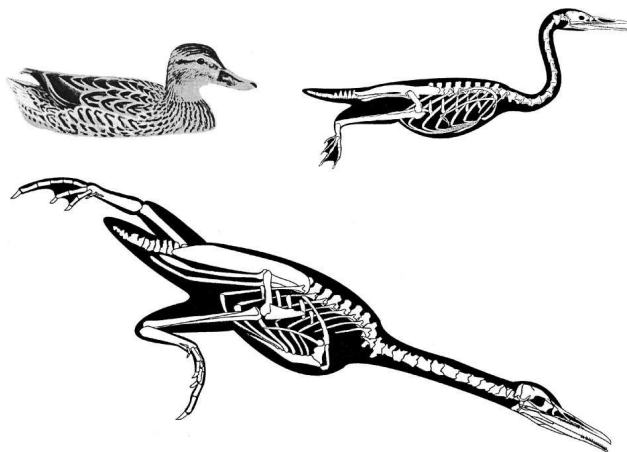



**Figura 17 -** Reconstrução do esqueleto de *Baptornis* (em cima à direita) e de *Hesperornis* (abaixo) em escala com *Anas platyrhynchos*. Extraído de Chiappe e Dyke (2002).

# CAPÍTULO 17 – ICHTHYORNITHIFORMES

Esta ordem inclui o gênero *Ichthyornis* tratava-se de uma ave com dentes e que se alimentava de peixes, seus hábitos são comparados com as aves do gênero *Sterna*. Era uma ave pequena com asas apropriadas para o voo, pés e pernas pequenas, esterno em quilha bem desenvolvido, cauda curta e cabeça grande com forte maxilar e mandíbula (Gregory 1952, Clarke 2004).

Muitas características morfológicas de *Ichthyornis* são consideradas como apomorfias de Charadriiformes. A principal espécie deste gênero é *Ichthyornis díspar*, existem muitas discussões acerca de outras espécies que podem na verdade ser apenas sinônimos de *Ichthyornis díspar,* entre elas *Ichthyornis anceps, Ichthyornis agilis, Ichthyornis victor, Ichthyornis validus, Ichthyornis antecessor* (Clarke 2004). Assim como, espécies válidas que possuem uma classificação incerta como sendo parte do gênero *Ichthyornis* ou da ordem Ichthyornithiformes: *Guildavis (Ichthyornis) tener, Apatornis celer, Iaceornis marshi, Austinornis (Ichthyornis) lentus* (Clarke *op cit.*).

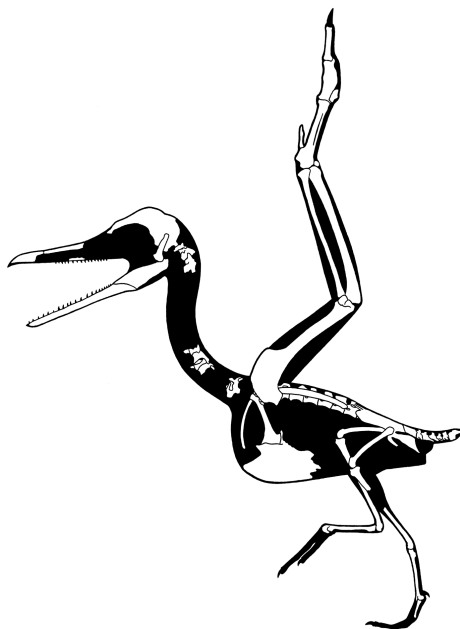



**Figura 18 -** Reconstrução do esqueleto de *Ichthyornis*. Extraído de Clarke (2004).

Tabela 1**.** Alguns táxons de aves da Era Mesozóica.

| **TÁXON** | **IDADE** | **DISTRIBUIÇÃO** |
|---|---|---|
| *Archaeopteryx* | Jurássico Superior | Alemanha |
| *Nanatius* | Cretáceo Inferior | Austrália |
| *Sinornis* | Cretáceo Inferior | China |
| *Cathayornis* | Cretáceo Inferior | China |
| *Otogornis* | Cretáceo Inferior | China |
| *Boluochia* | Cretáceo Inferior | China |
| *Concornis* | Cretáceo Inferior | Espanha |

| | | |
|---|---|---|
| *Eoalulavis* | Cretáceo Inferior | Espanha |
| *Gobipteryx* | Cretáceo Superior | Mongólia |
| *Alexornis* | Cretáceo Superior | México |
| *Enantiornis* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Avisaurus* | Cretáceo Superior | Estados Unidos |
| *Soroavisaurus* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Yungavolucris* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Lectavis* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Neuquenornis* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Alvarezsaurus* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Patagonykus* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Mononykus* | Cretáceo Superior | Mongólia |
| *Enaliornis* | Cretáceo Inferior | Inglaterra |
| *Ambiortus* | Cretáceo Inferior | Mongólia |
| *Gansus* | Cretáceo Inferior | China |

| | | |
|---|---|---|
| *Hesperornis* | Cretáceo Superior | Estados Unidos – Canadá |
| *Ichthyornis* | Cretáceo Superior | Estados Unidos – Canadá |
| *Apatornis* | Cretáceo Superior | Estados Unidos |
| *Baptornis* | Cretáceo Superior | Estados Unidos – Canadá |
| *Parahesperornis* | Cretáceo Superior | Estados Unidos |
| *Noguerornis* | Cretáceo Inferior | Espanha |
| *Iberomesornis* | Cretáceo Inferior | Espanha |
| *Chaoyangia* | Cretáceo Inferior | China |
| *Consufiornis* | Cretáceo Inferior | China |
| *Liaoningornis* | Cretáceo Inferior | China |
| *Patagopteryx* | Cretáceo Superior | Argentina |
| *Vorona* | Cretáceo Superior | Madagascar |

## CAPÍTULO 18 – CONSIDERAÇÕES FINAIS

É perceptível, com base em todas as informações aqui discutidas, que a origem das aves a partir de dinossauros terópodes não se deve apenas a um ou dois fósseis, como o *Archaeopteryx* e o *Microraptor*, mas sim a um conjunto de dados determinados por pesquisadores dos mais variados campos da biologia, que quando reunidos apontam de forma parcimoniosa para a origem Theropoda das aves. Ou seja, a teoria não é aceita só porque surgiu nos Estados Unidos ou na Inglaterra, isso nada significa, aqui se está falando de ciência e não de sentimentalismo ou nacionalismo para tentar defender uma teoria. A presente teoria é aceita devido a todos os dados que se tem disponível.

Se todos esses dados aqui apresentados e se todos os fósseis de terópodes que apresentam características avianas fossem falsos como no caso *Archaeoraptor*, já teríamos obtido a resposta, a falsificação caiu por terra, outras falsificações também cairiam. O método científico não é feito de “acreditar” e nem de “eu acho”, mas explica fatos através de regras obtidas a partir de metodologias coerentes que podem ser reproduzidas por diversos pesquisadores, no caso da origem dinossáuria das aves, resultados semelhantes estão sendo encontrados por diversos pesquisadores em diferentes

países. O caso de alguns poucos apresentarem opiniões contrárias deve-se muito provavelmente a observações errôneas.

Artigos sobre a origem Theropoda das aves continuam a ser publicados, novas descobertas continuam a ser feitas, conforme foram apresentadas neste trabalho, não há nenhum silêncio que tenha se abatido sobre os dinossauros emplumados indicando os erros dos paleontólogos.

## REFERÊNCIAS:


Alonso, P.D., Milner, A.C., Ketcham, R.A., Cookson, M.J. & Rowe, T.B. (2004) The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx. Nature* 430: 666-669.

Baier, D.B., S.M. Gatesy & F.A. Jenkins-Jr. (2007) A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight. *Nature* 445: 307-310.

Brochu, C.A. & Norell, M.A. (2000) Temporal congruence and the origin of birds. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 197-200.

Buffetaut, E., Grellet-Tinner, G., Suteethorn, V., Cuny, G., Tong, H., Kosir, A., Cavin, L., Chitsing, S., Griffiths, P.J., Tabouelle, J. & Loeuff, J.L. (2005) Minute theropod eggs and embryo from the Lower Cretaceous of Thailand and dinosaur-bird transition. *Naturwissenschaften* 92(10): 477-482.

Burgers, P. & Chiappe, L.M. (1999) The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator. *Nature* 399: 60-62.

Chatterjee, S. & Templin, J. (2007) Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microraptor gui. Proceedings of National Academy of Sciences* 104(5): 1576-1580.

Chiappe, L.M. & Dyke, G.J. (2002) The Mesozoic radiation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 92-124.

Chiappe, L.M. & Vargas, A. (2003) Emplumando dinosaurios: la transición evolutiva de terópodos a aves. *Hornero* 18(1): 1-11.

Christiansen, P. & Bonde, N. (2004) Body plumage in *Archaeopteryx*: a review, and new evidence from the Berlin specimen. *Comptes Rendus Palevol* 3: 99-118.

Chuong, C.M, Chondankar, R., Widelitz, R.B. & Jiang, T.X. (2000) *Evo-Devo* of feathers and scales: building complex epithelial appendages. *Current Opinion in Genetic & Development* 10(4): 449-456.

Clark, J.M., Norell, M.A. & Barsbold, R. (2001) Two new oviraptorids (Theropoda: Oviraptorosauria), upper Cretaceous Djadokhta formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(2): 209-213.

Codd, J.R., Manning, P.L., Norell, M.A. & Perry, S.F. (2008) Avian-like breathing mechanics in maniraptoran dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B.* 275: 157-161.

Dahn, R.D. & Fallon, J.F. (2000) Interdigital regulation of digit identity and homeotic transformation by modulated BMP signaling. *Science* 289: 438-441.

Darwin, C.R. (1871) *The descend of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray. 1st ed. 970 pp.

Dial, K.P. (2003a) Evolution of Avian Locomotion: correlates of flight style, locomotor modules, nesting biology, body size, development, and the origin of flapping flight. *The Auk* 120(4): 941-952.

Dial, K.P. (2003b) Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299: 402-404.

Dial, K.P., Randall, R.J. & Dial, T.R. (2006) What use is half half a wing in the ecology and evolution of birds? *BioScience* 56(5): 437-445.

Dial, K.P., Jackson, B.E. & Segre, P. (2008) A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. *Nature* 451(2): 985-989.

Ellenberger, P. (1977) Quelques precisions sur l'anatomie et la place systematique tres speciale de *Cosesaurus aviceps. Cuadernos Geologia Ibérica* 4: 169-168.

Farlow, J.O., S.M. Gatesy, T.R. Holtz-Jr., J.R. Hutchinson & J.M. Robinson. (2000) Theropod locomotion. *American Zoologist* 40: 640-663.

Feduccia, A. & Nowicki, J. (2002) The hand of birds revealed by early ostrich embryos. *Naturwissenschaften* 89: 391-393.

Feduccia, A., Lingham-Soliar, T. & Hinchliffe, J.R. Do feathered dinosaur exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence. *Journal of Morphology*. 266: 125-166.

Fountaine, T.M.R., Benton, M.J., Dyke, G.J. & Nudds, R.L. (2005) The quality of the fossil record of Mesozoic birds. *Proceeding of the Royal Society* 272: 289-294.

Gatesy, S.M. & Dial, K.P. (1996a) Locomotor modules and evolution of avian flight. *Evolution.* 50(1): 331-440.

Gatesy, S.M. & Dial, K.P. (1996b) From frond to fan: *Archaeopteryx* and the evolution of short-tailed birds. *Evolution.* 50(5): 2037-2048.

Gatesy, S.M. (2002) Locomotor evolution on the line to modern birds. *In:* Chiappe, L.M. & Witmer, L.M. *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley: University of California Press.

Harris, M.P., Fallon, J.F. & Prum, R.O. (2002) *Shh-Bmp2* Signaling Module and the Evolutionary Origin and Diversification of Feathers. *Journal of Experimental Zoology* 294: 160-176.

Harris, M.P., Williamson, S., Fallon, J.F., Meinhardt, H. & Prum, R.O. (2005) Molecular evidence for an activator-inhibitor mechanism in development of embryonic feather branching. *Proceedings of National Academy of Sciences* 102(33): 11734-11739.

Hedeström, A. (2002) Aerodynamics, evolution and ecology of avian flight. *Trends in Ecology and Evolution* 17(9): 415-422.

Horner, J.R. (2000) Dinosaur Reproducting and Parenting. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 28: 19-45.

Kundrát, M. (2004) When did Theropods become feathered? – Evidence for pre-Archaeopteryx feathery appendages. *Journal of Experimental Zoology* 302B: 355-364.

Kundrát, M. (2007) Avian-like attributes of a virtual brain model of the oviraptorid theropod *Conchoraptor gracilis*. *Naturwissenschaften* 94: 499-504.

Kurochkin, E.N. & Bogdanovich, I.A. (2008) On the origin of avian flight: compromise and system approaches. *Biology Bulletin* 35(1): 1-11.

Livezey, B.C. & Zusi, R.L. (2007) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves; Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and Discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 1-95.

Middleton, K.M. & Gatesy, S.M. (2000) Theropod forelimb design and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 128: 149-187.

Norell, M.A., Clark, J.M., Chiappe, L.M. & Dashzeveg, D. (1995) A nesting dinosaur. *Nature*. 378: 774-776.

O'Connor, P.M. & Claessens, L.P.A.M. (2005) Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature* 436(4): 253-256.

Osmólska, H. (2004) Evidence on relation of brain to endocranial cavity in oviraptorid dinosaurs. Acta *Palaeontologica Polonica*. 49(2): 321-324.

Padian, K., Hutchinson, J.R. & Holtz-Jr, T.R. (1999) Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous dinosauria (Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(1): 69-80.

Pandian, K. & Chiappe, L.M. (1998) The origin of birds and their flight. *Scientific American.* 38-47.

Paul, G.S. (2002) *Dinosaurs of the Air: the evolution and loss of flight in dinosaurs and birds*. JHU Press. 2nd Ed. 460 pp.

Pomarède, M. (1999) Dos Cosessauros às Aves. Tradução: Pedro Salviano Filho. *Atualidades Ornitológicas* 87.

Pomarède, M. (2005) Aves são dinossauros? A polêmica continua. *Atualidades Ornitológicas* 128.

Pomarède, M. (2007a) A origem das aves; o caso *Cosesaurus*. *Atualidades Ornitológicas* 135: 23.

Pomarède, M. (2007b) Um escândalo científico: era o *Archaeopteryx* uma ave? Tradução: Maria Helena. *Atualidades Ornitológicas* 140: 25.

Pomarède, M. (2008) O erro científico do século.. Tradução: Maria Helena Silva. *Atualidades Ornitológicas* 146: 24.

Pontzer, H., Allen, V., Hutchinson, J.R. (2009) Biomechanics of running indicates endothermy in bipedal dinosaurs. *Plos One* 4(11): 1-9.

Price, T.D., Qvarnström, A. & Irwin, D.E. (2003) The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 1433-1440.

Prum, R.O. (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *Journal of Experimental Zoology* 285: 291-306.

Prum, R.O. (2002) Why ornithologist should care about the theropod origin of birds. *The Auk* 119(1): 1-17.

Prum, R.O. (2003) Dinosaurs take to the air. *Nature* 421: 323-324.

Prum, R.O. & BRUSH, A.H. (2004) Which came first, the feather or the bird? *Scientific American Special Edition: Dinosaur and other monsters* 74-81.

Prum, R.O. (2005). Evolution of the morphological innovations of feathers. *Journal of Experimental Zoology* 304b: 570-579.

Sereno, P.C. (1999) The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137-2147.

Sereno, P.C., Martinez, R.N., Wilson, J.A., Varrichio, D.J., Alcober, O.A. & Larsson, H.C.E. (2008) Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PloS One* 3(9): 1-20.

Tori, W.P., Durães, R., Ryder, T.B., Anciães, M., Karubian, J., Macedo, R.H., Uy, J.A.C., Parker, P.G., Smith, T.B., Stein, A.C., Webster, M.S., Blake, J.G. & Loiselle, B.A. (2008) Advances in sexual selection theory: insights from tropical avifauna. *Ornitologia Neotropical* 19: 151-163.

Varrichio, D.J., Horner, J.R. & Jackson, F.D. (2002) Embryos and eggs for the cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 564-576.

Wagner, G.P. & Gauthier, J.A. (1999) 1,2,3 = 2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proceedings of National Academy of Sciences* 96: 5111-5116.

Xu, X., Zhong-he, Z. & Prum, R.O. (2001) Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature* 410: 200-204.

Zelenitsky, D.K., Modesto, S.P., Currie, P.J. (2002) Bird-like characteristics of troodontid theropod eggshell. *Cretaceous Research* 23: 297-305.

Zhou, Z. (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften* 91: 455-471.